Über Sproßverkettung, Anisophyllie und Blattasymmetrie der *Arrabidaea dispar* Bur.

Von

Dr. Rudolf Wagner

(Mit 6 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Dezember 1917)

Unsere Kenntnisse der Flora des brasilianischen Staates Bahia verdanken wir in erster Linie der Tätigkeit eines schweizerischen Kaufmannes, des Waadtländers Jacques Samuel Blanchet,[1] der von 1828 bis 1856 in der gleichnamigen Hauptstadt ansässig war; die großen europäischen Herbarien besitzen ein umfangreiches Material, das nur zum geringsten Teil von dem Genfer Moricand bearbeitet wurde,[2]

[1] Geb. 8. Mai 1807 in Mondon, ging er 1828 nach Bahia, wo er bis 1856 blieb, sammelte und in entlegeneren Gegenden auch sammeln ließ. Seine Pflanzen gelangten durch Moricand (1780—1854) zur Verteilung. Nach der Schweiz zurückgekehrt, hielt er sich zuerst in Lausanne, dann in Vevey auf, wo ihn am 20. März 1875 der Tod ereilte. Vgl. Ignaz Urban: Jacques Samuel Blanchet in Engl. Bot. Jahrb., Bd. XXI, Beibl. Nr. 52, p. 3—7, mit Bild (1895); kurzer Auszug daraus in J. Urban, Vitae itineraque collectorum botanicorum in Mart. Flor. Bras., Vol. I, col. 7 (Apr. 1906).

[2] Moïse Étienne Moricand, Plantes nouvelles d'Amérique. Genève 1833—1846. mit 100 Taf. 4°. Mir nur aus den Zitaten bekannt. Ein anderes, schon 1830 begonnenes Tafelwerk in Folio, die »Plantae americae rariores descriptae et iconibus illustratae« blieb schon mit der ersten, 10 Tafeln umfassenden Lieferung stecken und gelangte infolge Bankerotts des Verlegers nie zur Ausgabe. Vgl. Diedrich Franz Leonhard v. Schlechtendal in Bot. Ztg., Bd. 5, Sp. 475—477 (2. Juli 1847), wo auch Näheres über die Erscheinungszeit der Tafeln mitgeteilt wird.

dafür aber in ausgedehntem Maße den zahlreichen Mitarbeitern von Martius' Flora Brasiliensis zu Gebote stand. Zu den zahlreichen von ihm gesammelten Arten gehört auch der im Titel genannte Camposstrauch, den er beim Sumpfe Japira nahe der Stadt Barra 1840 gesammelt; schon fünf Jahre später erschien seine Beschreibung als *Bignonia Blanchetii* P. DC.[1] Die weiteren Fortschritte in der Systematik dieser vornehmlich im tropischen Südamerika entwickelten Familie, die sich an die Namen Berthold Seemann und vor allem Eduard Bureau knüpfen, führten bekanntlich zur Lostrennung zahlreicher Gattungen von der Linné'schen, übrigens von Charles Plumier übernommenen Gattung *Bignonia*. Zu diesen gehört auch die Gattung *Arrabidaea* P. DC.[2] Bureau, der sorgfältig arbeitende Monograph der Familie, der er mehrere Dezennien widmete, erkannte die Zugehörigkeit zur letztgenannten Gattung, die heute auf einige 60 Arten angewachsen sein mag,[3] und nannte sie mit Rücksicht auf die große Formverschiedenheit der Foliola terminalia und lateralia, wohl auch auf die sehr auffallende Asymmetrie der letzteren *A. dispar*, da eine einfache Übertragung des Artnamens unstatthaft war: *Arrabidaea Blanchetii* war nämlich schon ein Nomen praeoccupatum, schon von Pyrame De Candolle für einen im südlichen Brasilien verbreiteten Kletterstrauch gebraucht.[4] Bureau hat den Namen nicht veröffentlicht; das geschah vielmehr zuerst durch Karl Schumann, der in seiner Bearbeitung der Familie für die »Natürlichen Pflanzenfamilien« eine Artübersicht gab.[5]

Soweit uns hier die Daten der drei in Betracht kommenden Autoren interessieren, so sind sie ziemlich dürftig; Pyrame De Candolle erwähnt selbstverständlich die Foliola lateralia

[1] DC., Prodr., Vol. IX, p. 164 (1845).

[2] Nach Wittstein ist die 1838 (Bibl. Univ. Genève, XVII, p. 126) aufgestellte Gattung nach Don Antonio de Arrabida, Bischof von Anemuria i. p. i. benannt, dem Herausgeber von Vellozo's Flora Fluminensis.

[3] Die Flora Brasiliensis kennt 1897 54 Arten: 10 weitere wurden bis 1910 beschrieben.

[4] DC., Prodr., IX, p. 186 (1845).

[5] Engler und Prantl, Nat. Pflzf., IV, 3b, p. 213 (Juli 1894).

valde obliqua.[1] Ferner erfahren wir von ihm, daß der Blütenstand sich aus dem einjährigen Holze entwickelt; es liegt somit der niedrigste Grad der als Cauliflorie bezeichneten Erscheinung vor, die in einer anderen Tribus unserer Familie in so hohem Maße auftritt, nämlich bei den *Crescentia*-Arten unserer Gewächshäuser, dem altbekannten Calabassenbaum[2] Westindiens und seinen Verwandten.[3]

Eine weit ausführlichere Beschreibung erhielten wir 1896 durch die Flora Brasiliensis; dem greisen Bureau[4] trat Karl Schumann zur Seite. Ihren Angaben entnehmen wir folgendes:[5] »Frutex erectus campester ramis brevibus divaricatis, novellis villoso-tomentosis complanatis, vetustioribus cicatricoso-tuberculatis subtetragonis pro rata validiusculis; foliis ternatis petiolatis apice ramulorum paucis congestis . . . foliolis terminalibus brevitu, lateralibus brevissime petiolulatis vel sessilibus, lamina priorum obovato-oblonga vel rotundato-rhombea obtusa vel acutiuscula, basi rotundata et plus minus manifeste subcordata, ulteriorum valde obliqua non raro subtrapezoidea . . . pannicula brevi e ligno annotino.« Dann heißt es weiter: »Propter inflorescentius e ligno vetere et folia reticulata cinereo-ferruginea supra sanguinea frutex specifice campester optime distinguitur.«

Ferner erfahren wir, daß der so auffallende Strauch schon vor Blanchet von Ph. v. Martius »in silvis Cantiagas interioris provinciae Maração«, später auch von Glaziou, leider wie so häufig ohne genauere Fundortsangabe, gesammelt wurde.

In Fig. 1 ist ein Zweig verkleinert abgebildet. Die Blattstellung ist, wie in der Familie mit Ausnahme weniger Gattungen,[6] die dekussierte. Die einzelnen Sympodialglieder

---

[1] DC., Prodr., IX. p. 164 (1845).

[2] *Crescentia Cujete* L., schon 1697 von Jan Commelin (Hort. Amst., I, t. 71) abgebildet.

[3] *Cr. macrophylla* Seem.; in Schönbrunn in Kultur.

[4] Geb. 29. Mai 1830 in Nantes (Urban in Fl. Bras., I, col. 160, 1906).

[5] L. c. Vol. VIII.

[6] So bei den Gattungen *Argylia* D. Don., *Amphicome* Ldl., *Incarvillea* Juss., *Enallagma* Miers, *Parmentiera* DC., *Crescentia* L. und teilweise bei *Phyllarthron* DC.

beginnen mit einer Anzahl von einander zunächst dicht folgender Schuppenblattpaare, deren Internodien sich schließlich strecken; bisweilen sind sie alle dicht gedrängt und oberhalb

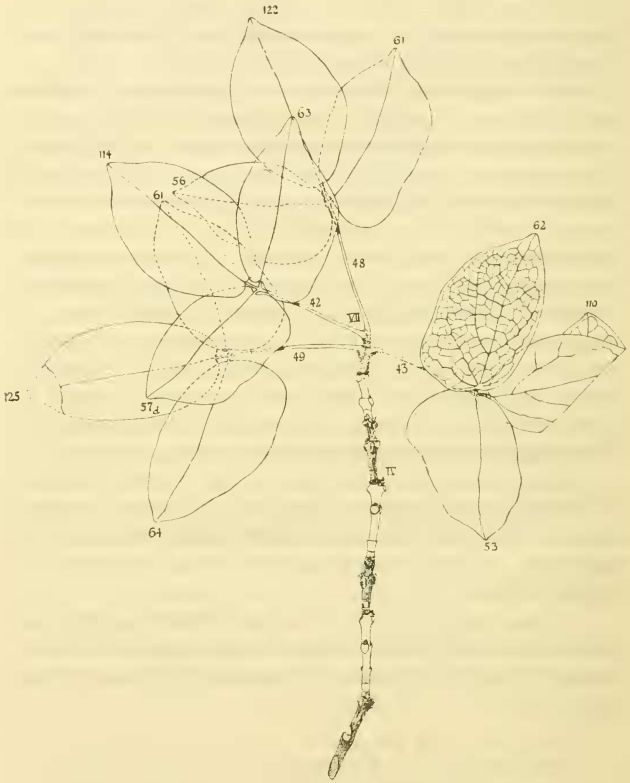

Fig. 1.

des ersten gestreckten Internodiums folgt ein Laubblattpaar, an den großen Narben leicht zu erkennen. Daraus nun, daß das erste Laubblattpaar bald in die Mediane fällt, bald transversal orientiert ist, geht hervor, daß die Anzahl der Nieder-

blattpaare nicht konstant ist. Eine genaue Zählung ist ohne wesentliche Beschädigung des seltenen Herbarmaterials nicht durchführbar; es kommen 10 Niederblattpaare vor, auch weniger, vielleicht auch mehr; doch sind die Grenzen nicht festzustellen. Somit fällt augenscheinlich die Möglichkeit einer exakten Sympodienbestimmung, also einer eindeutigen Bezeichnung der morphologischen Komponenten und die in letzter Zeit mehrfach in Anwendung gebrachten Diagramme[1] versagen.

Nun fragt es sich, ob wir derartigen Vorkommnissen gegenüber, die übrigens auch bei einheimischen Holzgewächsen recht lästig sein können — ich erinnere nur an *Rhamnus cathartica* L. —, ganz hilflos stehen bleiben müssen. Die Sympodialglieder entwickeln sich, soweit das spärliche Material ein Urteil gestattet, stets aus den Achseln der Laubblätter.[2] Für die Charakterisierung einer Sproßverkettung ist aber ausschließlich der Richtungsindex maßgebend: Sichelzweige ergeben sich aus $\mathfrak{B}_a$, wie uns das schöne Beispiel der *Crossandra undulaefolia* Sal. zeigt,[3] $\mathfrak{D}_a$, wie häufig bei *Staphylea pinnata* L., $\mathfrak{F}_a$, $\mathfrak{H}_a$, $\mathfrak{K}_a$ etc. sowie den Kombinationen der genannten Sprosse; mutatis mutandis gilt das Nämliche für die anderen Sympodialformen. Ich schlage daher für Fälle wie *Arrabidaea dispar* Bur. vor, von den Niederblättern ganz abzusehen, das erste Laubblattpaar mit $1f$ (frondosum folium), das zweite mit $2f$ usw. zu bezeichnen und den anderen Formeln analog die Achselprodukte mit den entsprechenden großen lateinischen Buchstaben. Richtungs- und Generationsindices bleiben. Läßt sich ein Sympodialglied eindeutig bestimmen, so treten die gewohnten Formeln in Kraft, bei denen deutsche Buchstaben Verwendung finden. Mißverständnisse sind somit ausgeschlossen. Das in Fig. 2 dargestellte Sympodium erhält demnach die Formel

$$\mathfrak{X}_1\, 2?\, F_2,\ 2\, F_{a3}\, 2\, F_{s4}\, 2\, F_{d5}\, 2\, F_{s6}\, 2\, F_{a7}\, 2\, F_{a8},$$

[1] Rud. Wagner, Zur diagrammatischen Darstellung dekussierter Sympodialsysteme. Diese Sitzungsber., Abt. I, Bd. 123 (1914).

[2] In den Achseln der Vorblätter finden sich bisweilen kleine Knospen.

[3] Rud. Wagner, Die $\mathfrak{B}_a$-Sichelzweige der *Crossandra undulaefolia* Sal. Diese Sitzungsber. Im Druck.

wobei das unterste Sympodialglied als Seitensproß mindestens erster Ordnung aufgefaßt ist; der unbekannten Anzahl der Laubblattpaare ist durch das Fragezeichen Rechnung getragen; daß hier stets zwei Laubblattpaare entwickelt sind, ist ein Zufall und gilt für andere Zweige nicht.

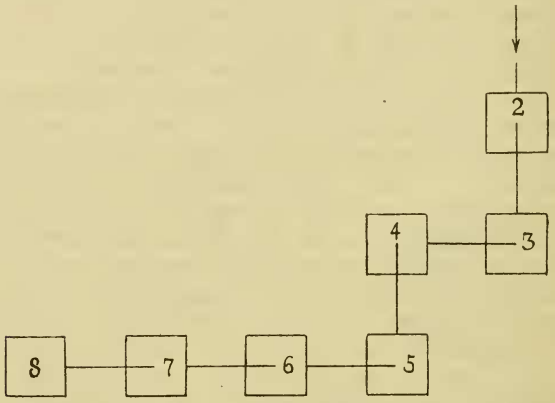

Fig. 2.

Aus der Formel können wir einen Wickelzweig herauslesen, charakterisiert durch alternierende Richtungsindices:

$$F_2\ 2\ F_{a3}\ 2\ F_{s4}\ 2\ F_{d5}\ 2\ F_{s6}$$

und einen Sichelzweig $2\ F_{s6}\ 2\ F_{a7}\ 2\ F_{a8}$, dessen letztes Sympodialglied sich noch im Knospenzustand befindet.

Zwecks diagrammatischer Darstellung schlage ich Quadrate vor; bei Sympodienbildung aus dem ersten Laubblattpaar berühren sie sich, aus dem zweiten beträgt der Abstand 1 Seitenlänge, kurz gesagt beim n-ten Blattpaar $n-1$ Seitenlängen. Das Übrige bleibt, wie in den letzten Arbeiten entwickelt. Die Diagramme erfordern wenig Platz und erlauben die Übersicht über zahlreiche Sproßgenerationen sowie koordinierte Sprosse.

Wesentlich komplizierter als dieser Fall ist ein anderer (»in undatis Tapira pris Villa de Barra, Blanchet 3082«). Das System entspricht der Formel

$$\mathfrak{X}_1\ F_2\ 2F_{d3}\ 2F_{s4}\ 2F_{a5}\begin{cases}1F_{s6}\ 1F_{d7}\ 2F_{s8}\ 2F_{s9}\ 2F_{s10}\ 2F_{d11}\ 2F_{d12}\\ 1F_{d6}\ 2F_{d7}\ 2F_{a8}\ 2F_{a9}\ 1F_{d10}\ 2F_{s11}\ 1F_{s12}\end{cases}$$

Das Diagramm dieses Systems ist in Fig. 3 niedergelegt. Auch hier finden wir kurze Sichelsympodien, wie

$$2F_{d3}\ 2F_{s4}\ 2F_{a5},$$
$$1F_{d6}\ 1F_{d7}\ 2F_{a8}\ 2F_{a9},$$

verknüpft durch wickelige Aggregate, wie

$$F_2\ 2F_{d3}\ 2F_{s4}$$
$$2F_{a5}\ 1F_{s6}\ 1F_{d7}\ 2F_{s8}$$
$$2F_{s8}\ 2F_{s9}\ 2F_{s10}\ 2F_{d11}$$

und Schraubelsympodien, wie

$$1F_{s6}\ 1F_{d7}\ 2F_{s8}\ 2F_{s9}\ 2F_{s10}$$
$$2F_{s9}\ 2F_{s10}\ 2F_{d11}\ 2F_{d12}$$
$$2F_{a9}\ 1F_{d10}\ 2F_{s11}\ 1F_{s12}$$

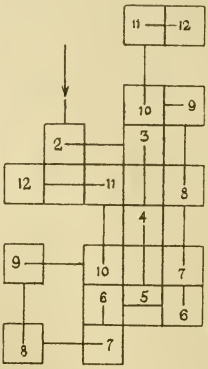

Fig. 3.

Betrachten wir die letzte zur Entwicklung gelangte Sproßgeneration des in Fig. 1 abgebildeten Falles. Die Anisophyllie der Medianblätter springt deutlich in die Augen und ist im Diagramm Fig. 3 übertrieben hervorgehoben. Das nach vorn fallende Blatt $2F_{a7}f_a$ mißt 122 *mm*, sein Stiel 48; die entsprechenden Zahlen für das Gegenblatt lauten 114, beziehungsweise 42. Die Länge des linken Transversalblattes beträgt 110 *mm*, auf den Petiolus entfallen davon 43; das Gegenblatt mißt — ergänzt — etwa 125 *mm*, jedenfalls über 120 *mm*, der Stiel 49 *mm*. Die kräftigere Entwicklung entspricht durchaus der Stellung im Sympodialsystem, wie aus Fig. 4 hervorgeht: die Stellung von $2F_{s4}$ ist ausschlaggebend für die stärkere Entwicklung des nach rechts fallenden Transversalblattes. Noch deutlicher dürfte das werden, wenn wir die Stellung der geförderten Blätter in einem dichasialen System als einem einfachen Falle eines dekussierten Aggregates uns vergegenwärtigen, wie das mit Hilfe des Diagramms Fig. 4

geschehen mag, in welchem noch ein anderes Moment Berücksichtigung gefunden hat, das uns weiter unten beschäftigen wird: die Asymmetrie.

Was nun den aus Fig. 3 hervorgehenden Transversalquotienten anbelangt, also das in Zahlen ausgedrückte Verhältnis des geförderten, nach rechts fallenden Blattes zu seinem Gegenblatt, so ist dieser soweit meine Erfahrungen in den

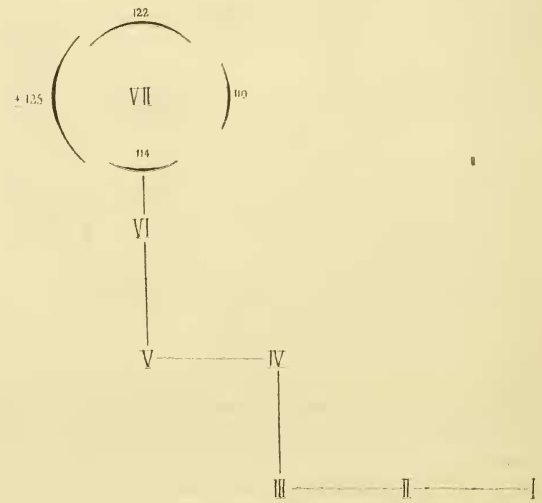

Fig. 4.

verschiedensten anisophyllen Dikotylen reichen — eine Funktion der Stellung, und zwar wird sich das für eine sich in Anlehnung an unser Vorkommnis aufdrängende Reihe in sehr einfacher Weise formulieren lassen.

Bezeichnen wir, um zu möglichst übersichtlichen Ausdrücken zu gelangen, die Blätter eines Sympodialsystems mit a_s, a_d, b_d und b_p mit den entsprechenden Generationsindices, so gilt folgendes:

$$\frac{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{a}_d}{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{a}_s} > \frac{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{a}_d}{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{a}_s} > \frac{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{B}_{a6}\mathfrak{a}_d}{\mathfrak{B}_{a2}\mathfrak{A}_{d3}\mathfrak{A}_{s4}\mathfrak{B}_{a5}\mathfrak{B}_{a6}\mathfrak{a}_s}.$$

Der mittlere dieser Ausdrücke entspricht unserem Falle; für a_{45} den Wert 125 angenommen, erhalten wir 1·136. Wir haben mit anderen Worten anzunehmen, daß die Anisophyllie beim ersten der drei in den Formeln berücksichtigten Sproßsysteme in den Transversalblättern deutlicher ausgeprägt hat, daß sie im Falle weiterer Sichelbildung abnimmt, um schließlich zu verschwinden. Der Einfluß einer außerhalb der Medianebene des Sichelsympodiums stehenden Abstammungsachse auf die Transversalanisophyllie sinkt mit steigenden Sproßgenerationen. Das wird, wie

Fig. 5.

wohl selbstverständlich, bei verschiedenen Pflanzen in verschiedenem Tempo geschehen und gewiß wird da und dort noch ein physiologischer Charakter zur Geltung gelangen: die Lage zum Horizont. Einschlägige Messungen wären an einem wohl in den meisten botanischen Gärten Mitteleuropas kultivierten, in Wiens Umgebung häufigen baumartigen Strauch, an *Staphylea pinnata* L., durchzuführen, dessen bisweilen durch acht und mehr Generationen durchgeführte $\mathfrak{D}_a$-Sympodien ausgezeichnet anisophyll sind; da a und b hier Niederblätter sind, wäre in einer Reihe von Jahren an geeigneten Sprossen der Transversalkoeffizient von c_n, $c_{n+1} \ldots c_{n+8}$ zu bestimmen. Voraussetzung für derartige Messungen ist allerdings die noch fehlende Kenntnis der Sproßverkettung.

Aus Fig. 1 geht hervor, daß die Blätter asymmetrisch sind, und zwar innerhalb ziemlich weiter Grenzen; bezeichnet man das geförderte Foliolum laterale mit 100, so mißt die geminderte Blattfieder bei

$2\,F_{a7}\,1\,f_s$ ..... 85·483
$2\,F_{a7}\,2\,f_p$ ..... 90·476
$2\,F_{a7}\,2\,f_d$ ..... 91·803
$2\,F_{a7}\,1\,f_d$ ..... 95·312

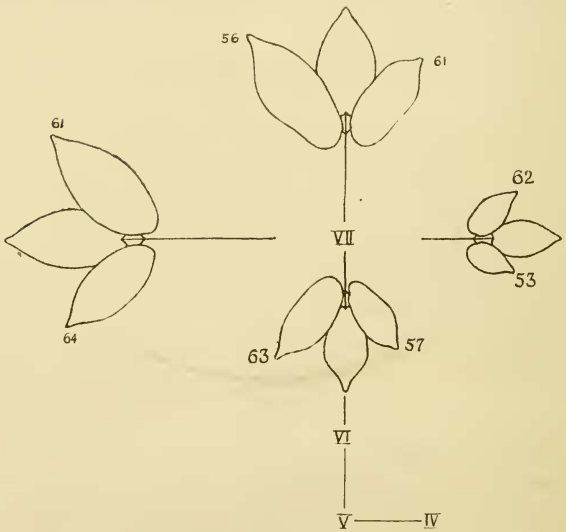

Fig. 6.

In Fig. 6 ist der beblätterte Zweig der Fig. 1 schematisch dargestellt, die Symmetrieverhältnisse so eingetragen, wie man sie nach Fig. 4 zu erwarten hätte. Stark ausgezogen sind diejenigen Blätter, bei denen das Erwartete zutrifft. Die beigefügten Dezimalbrüche zeigen, daß die Asymmetriequotienten — das Verhältnis des geförderten Blättchens zum Gegenblättchen — die größten sind, da eben das geminderte Blättchen nur 85·483% beziehungsweise 90·476% mißt.

Zum Verständnis der anderen Blätter mag folgende Erwägung beitragen: Sind zwei zu messende Blätter bei Anisophyllie sehr verschieden, so z. B. bei der so häufigen Medianisophyllie $b_a > b_p$, und zwar etwa im durchschnittlichen Verhältnis von 100 : 20, so wird beispielsweise b_a innerhalb der Grenzen 90 und 110 variieren; in anderen Fällen, bei anderen Arten vielleicht zwischen 95 und 105. Das Gegenblatt b_p dagegen zwischen 18 und 22. Der Wert $\frac{b_a}{b_p}$ wird mit $\frac{90}{22}$, beziehungsweise $\frac{95}{22}$ sein Minimum finden, also stets > 1 sein. Für gleiche Werte von b_a wird man eine Reihe verschiedener Werte von b_p beobachten, so daß auch dieser Quotient innerhalb gewisser Grenzen schwankt und daß keineswegs einem Maximum von b_a auch eines von b_p zugeordnet zu sein braucht. Läßt man nun die Mittelwerte A_1 und P_1 für das erste Medianblattpaar sich etwa so annähern, daß für b_a der mittlere Wert 100 bleibt, so wird ein Punkt eintreten, wo $b_a = b_p$ wird, die Anisophyllie also nicht zum Ausdruck gelangt. Bei weiterer Annäherung ergibt sich dann die Möglichkeit, daß der Medianquotient $\frac{b_a}{b_p} < 1$ wird; auf deduktivem Wege dürfte sich zeigen lassen, daß die Wahrscheinlichkeit dieses Falles gering ist, daß sie sich aber in dem Maße steigert, als bei gleicher Variabilität der Wert $A_1 - P_1$ sich Null nähert. Tatsächlich entsinne ich mich nur eines einzigen Vorkommnisses, wo bei der in Frage stehenden Medianisophyllie b_p erheblich größer war als b_a: bei der kapensischen Santalacee *Colpoon compressum* Berg habe ich das beobachtet und nur bei einem Zweige.

Mutatis mutandis gilt das auch für die Asymmetrie; die relativ große Variabilität im Verein mit geringem Einfluß der Stellung müssen zu derartigen Erscheinungen wie der obigen führen. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen an zugänglicherem Material sein, auf Grund planmäßiger Messungen die Basis für weitere Deduktionen zu gewinnen.